

De energiehouding van
de plantaardige cel

Drs. O. L. Staden



Ten geleide.

Gevolg gevend aan het verzoek van velen, laat ik hiermede de tekst volgen van de voordracht die op 15 mei 1970 op het Sprenger Instituut werd gehouden. Toehoorders en andere in het onderwerp geïnteresseerden worden aldus in de gelegenheid gesteld in alle rust van de op schrift gestelde woorden nogmaals kennis te nemen.

Er is nauwelijks iets gewijzigd aan de destijds opgestelde inhoud. Alleen werd rekening gehouden met de tijdens de discussie naar voren gekomen punten. Deze werden, voor zover mogelijk, verwerkt in de tekst. Het behandelde onderwerp heeft mij steeds weer geboeid. Het zal mij daarom verheugen als ik erin geslaagd ben iets van het fascinerende uit de wereld van de biologie ook aan de lezer te hebben overgedragen.

582862

De energiehuishouding van de plantaardige cel

Inleiding.

Op ons instituut worden ademhalingsbepalingen verricht en er wordt calorimetrie bedreven. Beide zijn ten nauwste verbonden aan het onderzoek van de energiehuishouding van een organisme. Aspecten van de respiratie kwamen verleden jaar ter sprake. De analyses hebben steeds tot doel om informatie te verkrijgen van het gedrag van een bepaald produkt in het algemeen of wel t.o.v. een bepaalde behandeling. Ongeveer hetzelfde doel streeft ook de calorimetrie na. Elk levend organisme produceert immers warmte, die ontsnapt tijdens de talloze biochemische processen die gedurig plaatsvinden. Men moet inderdaad zeggen "ontsnapt", daar feitelijk het vrijkomen van warmte een verlies betekent voor een organisme. Hoe meer een organisme het zou gelukken om het warmteverlies in te perken, hoe voordeliger het met het opgenomen voedsel zou uitkomen. De aaneengeschakelde biochemische processen verlopen in principe zodanig dat zo min mogelijk warmte hierbij verloren gaat. Elk organisme streeft er dus naar de in het voedsel aanwezige chemisch gebonden energie om te zetten in andere voor dit organisme noodzakelijke verbindingen bij een zo gering mogelijke warmteproduktie. In het algemeen betekent dit laatste een ongewenst en feitelijk ongewild verlies. Leven is gebonden aan een gedurig gebruik van energie. Indien het organisme of een cel om een of andere reden de mogelijkheid verliest om de energie van de ene vorm in de andere om te zetten, dan zullen beide snel afsterven. Het zal daarom wel duidelijk zijn dat de energiehuishouding van een organisme of van een cel een vitale rol speelt.

Wij zullen nu dit belangrijke aspect nader bespreken en de verschillende facetten van dit onderwerp achtereenvolgens de revue laten passeren.

De bioenergetica vertegenwoordigt de studierichting die zich bezig houdt met de energietransformaties in het levende organisme. Deze energietransformaties kan men evenzeer beschouwen van het gehele organisme dan wel van een enkele cel.

De studie van een geheel organisme ligt eigenlijk meer op het terrein van de fysiologie. Het is de oudste richting. Hierbij werd uitsluitend met dierlijk materiaal gewerkt. De mens zelf nam een zeer centrale plaats in. Vaak staat hier de studie van het energiegebruik van de mens in verband met de voedingsleer.

Bij absolute rust bepaalt men het basaalmetabolisme. Bij de mens bedraagt dit ongeveer 1800 kcal/dag. Stelt men de calorïenbehoefte op ongeveer 2500 kcal/dag, dan vormt het verschil tussen beide, 700 kcal, de extra behoefte voor de te verrichten arbeid.

Voor lichamelijk hard werkende personen ligt dit verschil echter veel hoger, tot aan ongeveer 2500 kcal extra. De mens kan, evenmin als een machine, de toegevoerde energie volledig nuttig gebruiken. De "machine" mens werkt met een rendement van ongeveer 30 - 35%.

Men komt tot deze gegevens bij mens en dier uit bepalingen van de calorien-behoefte, uit analyses van de O₂-opname, en soms door direkte calorimetrie. De gegeven voedingsbestanddelen worden hier niet aangegeven in molaire kwantiteiten, maar in gram of kilogram. Men werkt hierbij met de volgende afgeronde waarden voor de drie meest essentiële voedingselementen. De fysiologische verbrandingswarmte, d.w.z. de energieopbrengst bij oxydatief verbruik, bedraagt voor koolhydraten 4,1 kcal/g

eiwitten 4,1 kcal/g

vetten 9,3 kcal/g

Deze getallen zijn goed te hanteren in de voedingsleer. Zo stelt de veeteelt zich b.v. de vraag: Met hoeveel en welk voedingsmateriaal kan men het snelst eiwitten verkrijgen? Een rund van 500 kg produceert in 24 h 0,5 kg eiwit. De microbiologie komt echter tot onvergelijkelijk hogere opbrengsten: 500 kg gistcellen produceren per 24h niet minder dan 50 ton eiwit.

Bij planten staat de studie van de energiehuishouding van het gehele individu nog in de kinderschoenen. Hierom en omdat de cel de basiseenheid vormt van de structuur en functie van elk levend organisme, zullen wij van een beschouwing van veelcellige organismen afstappen en de enkele cel nader beschouwen. Door dit te doen, verlaten we het terrein van de fysiologie en komen veel meer in aanraking met de biochemie.

De cel.

De cel is uitermate hoog gestructureerd. Hierin bevinden zich talloze en zeer verschillende organellen. Elk organel op zijn beurt bezit weer een ingewikkelde structuur met enzymen. Het zijn deze structuren samen met de enzymen die de fundamentele basis vormen in de geordende afloop van de talloze levensprocessen van de cel en dus ook van de rijke schakering van cellulaire energietransformaties.

Bij de groene plantaardige cel spelen zich drie scherp te onderscheiden fundamentele processen af bij de energiehuishouding.

1e de fotosynthese: Hierbij wordt de stralingsenergie van de zon d.m.v. het chlorofyl gevangen en daarna omgezet in chemisch gebonden energie.

2e de ademhaling: Hier wordt de chemisch gebonden energie, vastgelegd vooral in verschillende koolhydraten, d.m.v. het ademhalingsproces, d.w.z. series oxydatieve processen, omgezet in één algemene, direkt bruikbare vorm van chemisch gebonden energie.

3e energieconsumptie: Met behulp van deze ene algemene energie donor worden alle energievereisende processen begeleid en mogelijk gemaakt.

Men moet zich bij de processen van de bioenergetica goed realiseren dat deze niet te vergelijken zijn met die van een warmtemachine. De arbeid die een dergelijke machine kan leveren (A) hangt af van de energieinhoud (Q) van de brandstof en het verschil tussen de temperatuur van de stoom (T_2) en de temperatuur van de expanderende stoom (T_1). Indien $T_2=100^\circ\text{C}=373\text{K}$ en $T_1=0^\circ\text{C}=273\text{K}$ dan wordt de efficiëntie nog slechts ongeveer 27%.

$$\text{Carnot } \eta = \frac{T_2 - T_1}{T_2} = \frac{373 - 273}{373} = 27\%.$$

Een gewone stoommachine geeft een rendement van maximaal ongeveer 30%.

Een turbine haalt maximaal ongeveer 40%.

Een organisme gaat echter bij temperaturen van ongeveer 40°C reeds tegronde. De temperaturen moeten dus lager zijn. Men kan daarom een organisme nog het beste vergelijken met een chemodynamische machine. Voor een dergelijke machine betekent warmte een verlies, een ongewenst bijproduct. Alleen bij de hogere gewervelde dieren (vogels en zoogdieren) wordt de isotherme, hogere lichaamstemperatuur op peil gehouden door een gewilde warmteregulatie.

De energetische processen van de levende cel worden volledig beheerst door de 3 hoofdwetten van de thermodynamica. Er treedt geen enkele geheimzinnige levenskracht op.

De formule die bij biochemische energie processen gehanteerd wordt luidt:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S \quad \text{waarin:}$$

G = het thermodynamisch potentiaal

H = de enthalpie

T = de absolute temp. en S = de entropie.

Alle waarden worden meestal opgegeven voor molaire oplossingen.

ΔH stelt voor de verandering in warmteinhoud van een verbinding. Zo geeft 1 mol. glucose bij 20°C 673 kcal/mol af bij verbranding.

ΔG , de verandering in thermodyn. potentiaal, bepaalt of een reactie in principe kan verlopen. Zo bedraagt $\Delta G'$ (pH 7, 25°C) voor glucose - 686 kcal/mol. (Een negatief teken, omdat overeengekomen is dat de afgestane energiehoeveelheden negatief worden aangegeven. Elke exotherme reactie heeft dus een negatief teken).

ΔS is de verandering in entropie van het systeem.

De grootte-orde van deze factor blijkt uit het volgende voorbeeld met glucose:

$$\Delta G' = - 686 \text{ kcal/mol}$$

$$\Delta H = - 673 \text{ kcal/mol}$$

$$T\Delta S = + 13 \text{ kcal/mol} \quad \text{of wel} \quad \Delta S = + 44 \text{ cal/mol/K.}$$

De 1e wet van de thermodynamica gaat over het behoud van energie. Deze wet is algemeen bekend.

De 2e wet handelt over de entropie.

De entropie heeft betrekking op de graad van toevalligheid of wanorde van een systeem. Hier zit dus een stukje statistiek in verborgen. Enige voorbeelden:

- a) warm metaal tegen koud metaal: warmte stroomt naar de koude
- b) vat met hoge druk verbonden met vat lage druk: vereffening
- c) oplossing met hoge conc. en met lage conc.: hoge stroomt naar lage.

In al deze gevallen wordt de onwaarschijnlijke situatie verlaten.

Hoe onwaarschijnlijker de situatie, hoe lager de entropie^x. Of ook: hoe meer een systeem naar wanorde toe gaat, hoe groter de entropie. Deze redenering is afkomstig van Clausius (+ 1888):

"Die Energie der Welt ist konstant; die Entropie der Welt strebt einem Maximum zu".

De formulering van de entropie is door deze uitspraak vastgelegd en door dit historisch gebeuren kan men stellen:

hoe meer een systeem "op" raakt, hoe hoger de entropiewaarde.

De entropie is dus een index van uitputting. Hoe groter de uitputting, hoe groter de entropie.

Hoe komt men nu tot calorieën bij de term $T\Delta S$?

Energie = Intensiteitsfactor (potentiaal) x Capaciteitsfactor

b.v. $E =$ hoogte x massa In ons geval:

$Q \text{ (cal)} = T \times \frac{Q}{T} \text{ (cal) moleculaire beweging}$

De factor Q/T wordt nu uitgedrukt in S , de entropie, en dus in calorieën.

In woorden kan men het als volgt stellen: hoe warmer een systeem \rightarrow hoe sterker bewegende deeltjes \rightarrow hoe meer wanorde in dat systeem.

Voorts volgt uit deze redenering de 3e hoofdwet van de thermodynamica:

Bij volledige orde, b.v. bij een kristal bij het absolute nulpunt, 0 K, is de entropie 0.

In de biologische systemen zijn de druk- en volumeveranderingen te verwaarlozen gering, bovendien zijn deze isotherm. Daarom vindt in biologische systemen de energietransformatie plaats d.m.v. energieredistributie tussen de betrokken moleculen.

^x Orde is dus onwaarschijnlijk (lage entropie)

Chaos is waarschijnlijker (hoge entropie)

Leven vereist een hoge mate van structuur. De thermodynamica stuwt het leven tot een staat van maximum aan entropie. Het leven gaat echter een volledig andere richting op naar complexiteit en orde. Deze situatie is alleen te handhaven door het inbrengen van een equivalente hoeveelheid energie.

Zoals wij gezien hebben bedraagt de factor $T\Delta S$ voor glucose slechts 13 kcal/mol. Ook voor alle andere organische verbindingen ligt de waarde in deze grootte-orde. Een uitzondering vormen b.v. de hoog gestructureerde eiwitten. Hier betekent denaturatie een enorme toename aan entropie. Het verschil tussen ΔG en ΔH bedraagt echter in het algemeen niet meer dan 3 tot 4%. Toch is het in de biochemie gebruikelijk met het chemisch potentiaal ΔG te werken. Immers alleen deze waarde geeft aan of een reactie werkelijk in principe zou kunnen verlopen. Hoe het proces gaat verlopen wordt door de thermodynamica niet beantwoord.

ATP

Zoals reeds vermeld, bouwt elk levend organisme een bepaalde verbinding op, die direkt of indirekt bij elk energetisch gebeuren van de cel betrokken is. Deze stof wordt kortweg ATP genoemd. Het is een afkorting van adenosinetri-fosfaat. ATP werd ca. 1930 voor het eerst uit spierweefsel geïsoleerd. Om zijn eminente betekenis voor de energiehuishouding van de cel moeten we bij deze verbinding wat langer stilstaan.

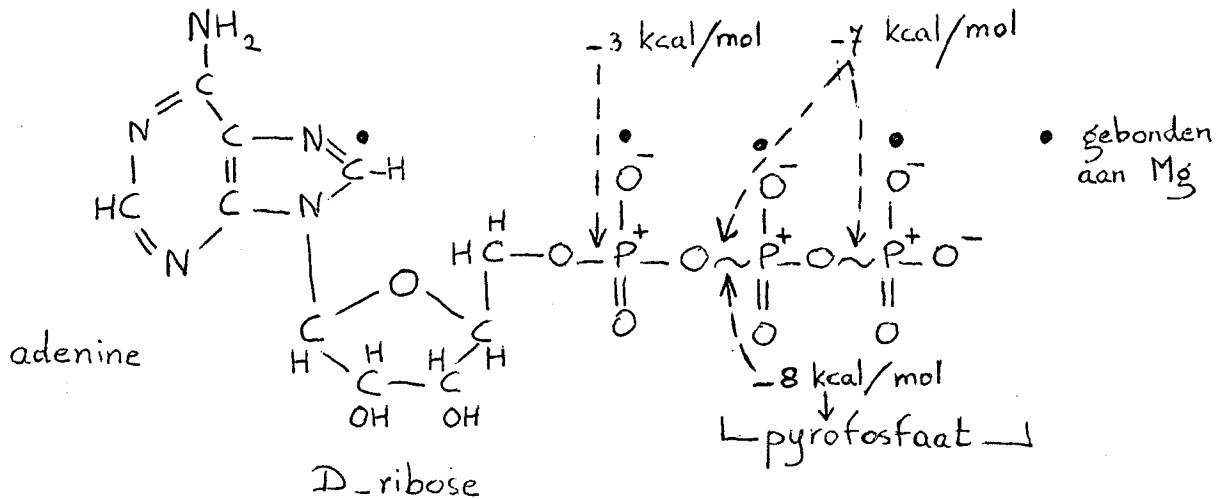
ATP wordt gevormd bij de fotosynthese en bij de anaerobe en aerobe ademhaling, waarbij bij de twee laatste processen de voor de talloze syntheses noodzakelijke energie van voedingsstoffen wordt gehaald.

Het ATP is betrokken bij elk energiekostend proces bij dier en plant:

- a) mechanische arbeid (b.v. spiercontractie, plasmastroming)
- b) elektrische arbeid (zenuwgeleiding, stroomschok (Torpedo^x6kW!))
- c) osmotische arbeid (transport tegen de concentratiegradiënt in)
- d) chemische arbeid (alle syntheses)
- e) luminiscentie (sommige bacteriën en schimmels, enige diersoorten)
- f) thermische arbeid (constante lichaamstemperatuur, zoogdieren, vogels)

^x Hier wordt bedoeld *Torpedo occidentalis*, een sidderrog.

De structuur van ATP ziet er als volgt uit (fig.1):



- └─ adenosine ─┘
- └─ adenosinemonofosfaat (AMP) ─┘
- └─ adenosinedifosfaat (ADP) ─┘
- └─ adenosinetrifosfaat (ATP) ─┘

Fig 1: Structuur van ATP.

Lipmann stelde in 1941 het begrip "high-energy" en "energy rich" voor en tevens de schrijfwijze $P \sim O$.

Bij pH7 is het ATP volledig gefoniseerd. Dan zijn er 4 negatieve ladingen. Deze vormen dan met bepaalde divalente cationen complexen, vooral met Mg^{2+} .

Bij de hydrolytische splitsing van ATP komt vrij veel warmte vrij.



Onder standaard condities d.w.z. molaire oplossing, pH7, $T = 25^\circ C$ bedraagt deze waarde $\Delta G' = -7 \text{ kcal/mol}$.

De werkelijke $\Delta G'$ waarde moet in de cel veel hoger liggen:

1e de concentraties in de cel zijn veel lager.

2e in de cel zijn de stoffen niet in gelijke molaire concentraties aanwezig.

Bij een verhouding van $ATP/ADP = 100 : 1$ bij overigens gelijke condities bedraagt $\Delta G'$ reeds bijna 10 kcal/mol (zie fig.2).

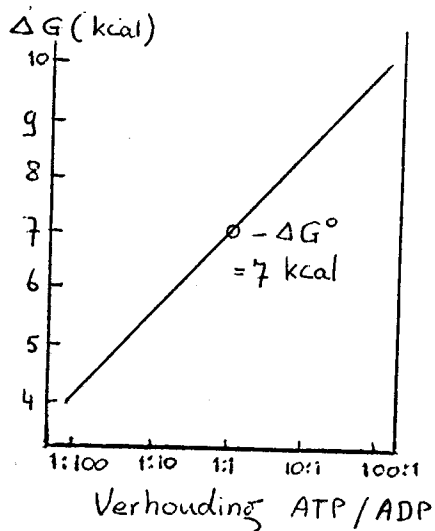


Fig 2 . Afhankelijkheid van het thermodynamisch potentiaal van de ATP-hydrolyse van de concentratieverhouding ATP/ADP . De ordinaat geeft de negatieve ΔG -waarde weer.

3e De complexen van Mg met ATP, ADP en P verschillen in stabiliteit. Het Mg heeft het effect om het thermodynamisch evenwicht nog meer hydrolytisch te laten verlopen.

Als men met deze 3 factoren rekening houdt, dan wordt de $\Delta G'$ waarde voor een cel zeker wel - 12 kcal/mol.

Dit is de reden waarom wij bij de latere rendementsopgaven van de over-all reacties bij b.v. de anaerobe en aerobe ademhaling twee berekeningen zullen geven, die betrekking hebben op het rendement met $\Delta G'$ waarde van ATP onder standaardcondities (-7 kcal/mol) en de $\Delta G'$ waarde die onder biologische omstandigheden aangetroffen zal worden en die wij op -10 kcal/mol zullen stellen. Bij berekeningen van de kleine deelprocessen moet men echter van standaardcondities uitgaan om correct vergelijkingen te kunnen maken.

De term "energierijke verbinding" voor ATP werd gegeven omdat, i.t.t.de hydrolyse van eenvoudige esters en b.v. glycosiden, veel meer energie vrijkomt. Ook komt veel meer energie bij ATP splitsing vrij, dan bij vele gefosforyleerde verbindingen.

Waarom heeft nu ATP zulke vrij hoge $\Delta G'$ waarden?

1e ATP heeft 4 negatieve ladingen, die vlak bij elkaar liggen en elkaar zeer sterk afstoten. Bij hydrolyse komt deze spanning gedeeltelijk vrij. De ontledingsprodukten stoten elkaar sterk af.

2e Een belangrijkere factor is dat ATP een resonantie hybride is.

De electronen van de P en O atomen zouden het laagste energetische niveau willen opzoeken. In anhydriden van fosforzuren en carboxylzuren wordt dit belet door de positieve lading van het P atoom (fig.3).

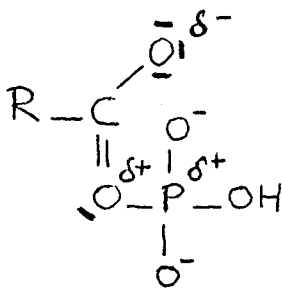
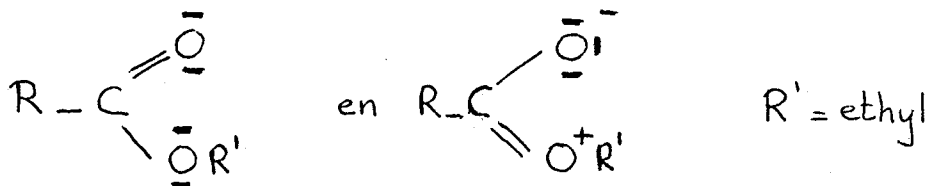


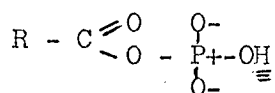
Fig 3 : Elektronenformule van de afgeremde situatie bij een anhydride van een fosforzuur en een carboxylzuur.

Minder resonantie maakt de ester minder stabiel en bijgevolg de ΔG van een hydrolyse hoger dan die van een normale ester.

Een normale carboxylzurester heeft resonantievormen zoals b.v. bij ethylacetaat



Maar acetylfosfaat is een anhydride en energierijk:



Bij Adenylacetaat dezelfde formule maar i.p.v. H. de adenylgroep.

Boyd & Lipscomb (1969) slaagden erin de complete elektronenstructuur van o.a. ATP op te stellen (fig.4).

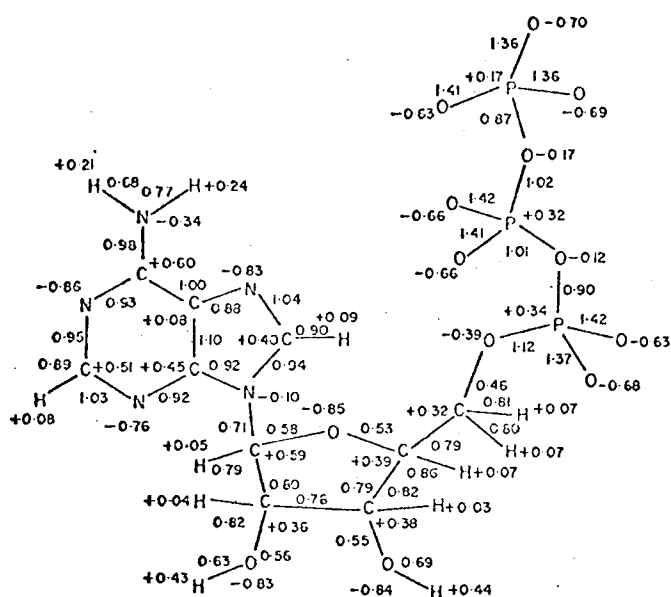


Fig 4 : Populatieanalyse van ATP 4-.

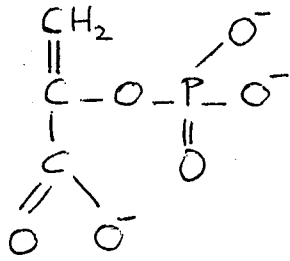
De van een + of - teken voorziene getallen stellen netto atoomladingen voor. De overige getallen zijn atoom-atoom overlappingspopulaties.

Hoewel men bij ATP dus van een energierijke verbinding spreekt, bedraagt de hydrolysewaarde t.o.v. de bindingsenergie van b.v. een C-C binding veel lager, deze is ca. 83 kcal/mol, van C=C ca. 146 kcal/mol en die van C≡C 200 kcal/mol.

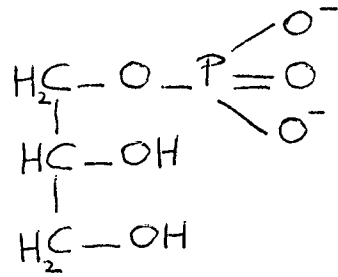
Waar het echter om gaat, is dat het verschil in energie-inhoud tussen de aan de reactie deelnemende stoffen en de daaruit ontstane hydrolyseproducten zeer groot is.

Er bestaan meer van dergelijke energierijke verbindingen in de biochemie. T.o.v. fosfaatesters neemt ATP een middenpositie in.

Zo heeft de hoogste waarde fosfoenolpyrodruivenz, met $\Delta G' = -12,8$ kcal/mol en de laagste waarde de gewone ester glycerol - 1 - fosfaat met $\Delta G' = -2,3$ kcal/mol (fig.5).



fosfoend pyrodruivenzuur



glycerol -1- fostaat

Fig 5.

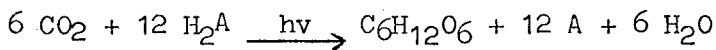
Hierdoor kan het ADP/ATP systeem betrokken worden bij alle hydrolytische reacties: bij de hoogste en de laagste waarden. Het vervult een uitstekende brugfunctie en het verkrijgt hierdoor zijn centrale plaats.

De fotosynthese, energetisch bekeken.

Ieder weet dat zonder fotosynthese geen leven op aarde mogelijk is. Dit enkele feit plaatst dit proces in de rij van de belangrijkste biochemische processen. Misschien wel tot het belangrijkste van alle. Het schenkt immers niet alleen het leven aan plant en direkt of indirekt aan het dier, maar heeft zeer wezenlijk bijgedragen tot de verdere ontplooiing van het leven op aarde, zoals het zich tot op heden ontwikkeld heeft. Wij nemen aan dat dit laatste minder bekend zal zijn.

Het prilste leven op aarde zal ongeveer 4 miljard jaar geleden ontstaan zijn. De opkomst van de eerste, primitiefste fotosynthese stelt men naar aanleiding van fossiele vondsten op ongeveer 3 miljard jaar geleden.

Bij de volgende fase van de evolutie van het fotosynthese proces werd H₂S of een of andere organische verbinding als H-donor gebruikt. Reeds C.B.v.Niel stelde in 1931 de algemene fotosynthesevergelijking op:



die geldig is voor de fotosynthese bij de purperbacteriën als ook voor alle lager en hoger ontwikkelde hedendaagse planten. H₂A stelt een of andere waterstofdonor voor.

Ongeveer 2 miljard jaar geleden ontstond de tegenwoordige fotosynthese, waarbij de "A" van v.Niel zuurstof werd en het H₂A dus H₂O voorstelt.

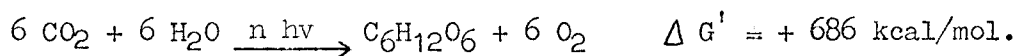
De plant ging er dus toe over om het alom aanwezige water te gebruiken. Hiermede startte echter eveneens de O₂-produktie bij de fotosynthese.

Dit had ten gevolge dat de atmosfeer veranderde en verrijkt werd met O₂.

De 21% O₂ die we vandaag aantreffen, danken we dus aan de activiteit van de plantenwereld in het verleden en heden.

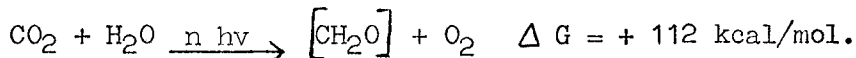
Hierdoor kon het leven niet alleen het water verlaten en op het land klimmen, (O_3 -bescherming in de stratosfeer!), maar tevens kan het niet anders dan dat de atmosferische O_2 de dierlijke evolutie óf in het geheel mogelijk gemaakt heeft óf enorm heeft geholpen zich tot een ontwikkelingsniveau te verheffen van zoogdier en mens.

Bij de fotosynthese wordt de stralingsenergie van de zon omgezet in chemisch gebonden energie. Het proces is precies het omgekeerde van de ademhaling:



Slechts 1% van het door de plant geabsorbeerde licht wordt omgezet in chemisch gebonden energie.

De functie van het fotosyntheseapparaat is om lichtenergie om te zetten in chemisch gebonden energie. Dit proces geschiedt in de chloroplasten. Daarbij moet het water gesplitst worden en de vrijkomende H gebonden worden aan CO_2 . Het eerste stapje tot de suikersynthese kan men energetisch als volgt opstellen:



Een fundamentele moeilijkheid vormt nu het feit dat de fotonen van het zichtbare licht een veel kleinere energie vertegenwoordigen dan die vereist is voor de synthese van het eerste produkt van de reductie, het $[CH_2O]$.

Licht van 400 nm (violet) \longrightarrow 72 kcal/Einstein^x

Licht van 800 nm (ver rood) \longrightarrow 36 kcal/Einstein

Het kan dus niet anders of er zijn verscheidene fotonen nodig om het proces te doen verlopen. Temeer daar bij de overgang van de aanvankelijke excitatie-energie van de pigmenten naar de plaats van het eerste chemische proces de energiewaarde gedaald is tot ongeveer 40 kcal/Einstein (700 nm).

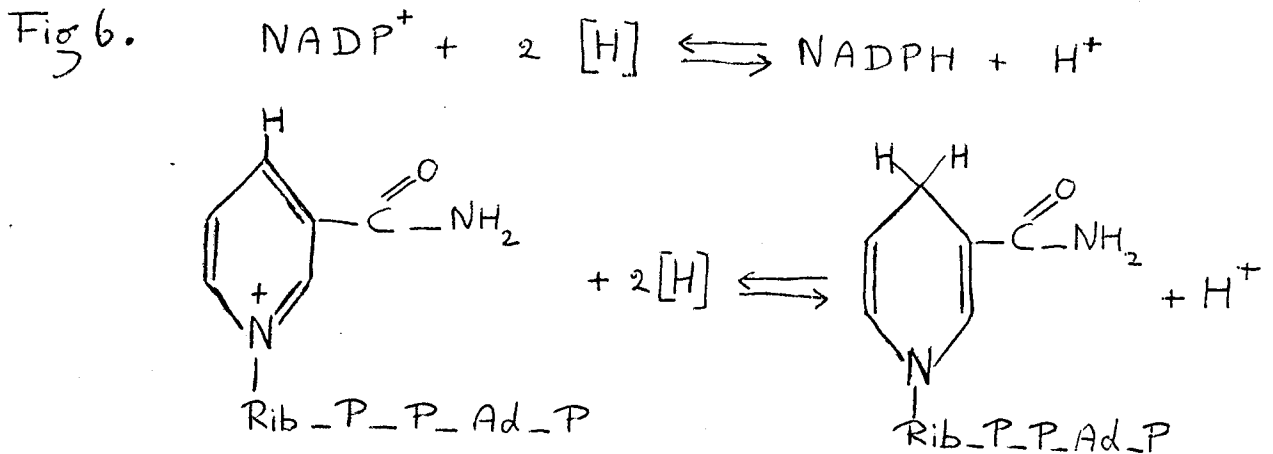
Het voor de fotosynthese noodzakelijke CO_2 wordt in de chloroplast van de gasfase omgezet tot het HCO_3^- ion door het enzym carbonzuur anhydrase (1968).

De lichtstralen worden door de pigmenten (b.v. caroteen, chlorofyl b, en zeer efficiënt het chlorofyl a) geabsorbeerd en dan doorgeleid naar een fotosynthetisch reactiecentrum. Ongeveer 300 chlorofyl moleculen komen op 1 dergelijk centrum en vormen samen een quantosoom (photosynthetic unit). De overdracht van de energie van pigment tot pigment geschiedt d.m.v. inductieve resonantie. In deze enzymatische reactiecentra (energy traps) wordt de excitatie energie omgezet in chemische energie:

- a) er wordt o.a. een sterk oxydant gevormd om het water te kunnen oxyderen tot vrije O_2 , protonen en electronen (redox pot. + 0,8V en dus een energie van 0,8 eV)

^x1 Einstein = $6,0 \times 10^{23}$ quanta, numeriek equivalent aan 1 mol.

b) er ontstaat o.a. een sterk reductant die het eveneens sterk reducerende NADPH vormt (redox pot - 0,3V; energie 0,3eV).(fig.6).
(NADP = nicotinamide adenine dinucleotidofosfaat).



Volgens de laatste inzichten (Arnon 1969) verlopen beide processen (a) en (b) in een electronen transport systeem II a en IIb en wel het best bij kortgolvig ($\lambda < 685$ nm) licht als een niet-cyclisch proces.

Systeem IIb oxydeert het water en produceert tevens een zwakke reductant. Systeem IIa stuwt het electron tegen een electrochemisch gradient in omhoog tot maximaal -0,4V (ferredoxin), waarna NADP gereduceerd wordt tot NADPH.

Het 3e systeem, systeem I, het beste bij langgolvig ($\lambda > 685$ nm) licht, loopt parallel, maar separaat, aan Systeem IIa en bouwt 2 ATP's op óf langs een cyclische weg óf langs een pseudocyclisch verloop bij aanwezigheid van O_2 (reoxydatie van de co-factoren). Het normalerwijs hydrolytische enzym ATP-ase werkt hier synthetiserend, bijgestaan hierbij door één koppelingsenzym. (Fotofosforylatie).

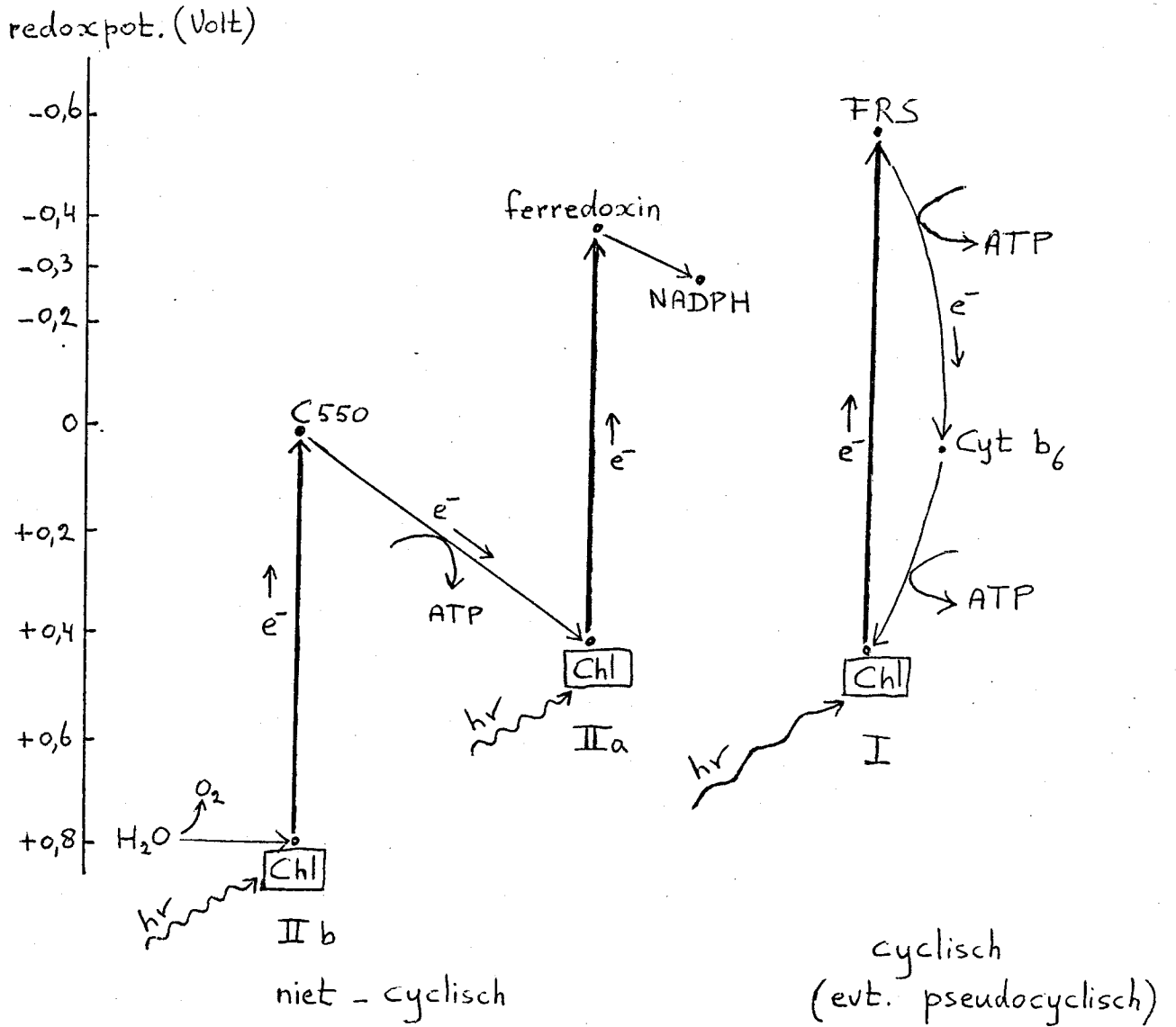
Het optredende energieverval tussen systeem IIb en IIa wordt eveneens gebruikt voor de synthese van één ATP.

Er worden dus in totaal 3 ATP's per O_2 gevormd, juist voldoende om de reductie van CO_2 tot $[\text{CH}_2\text{O}]$ te laten verlopen.

Fig.7. Vereenvoudigd electronentransport model bij de fotosynthese, samengesteld uit gegevens van Hill-Bendall (1960), Levine (1969) en Arnon (1969).

FRS betekent "ferredoxin reducerende stof" en C 550 is een nieuw-ontdekte fotoreactieve chloroplast component.

Zie verder de tekst.

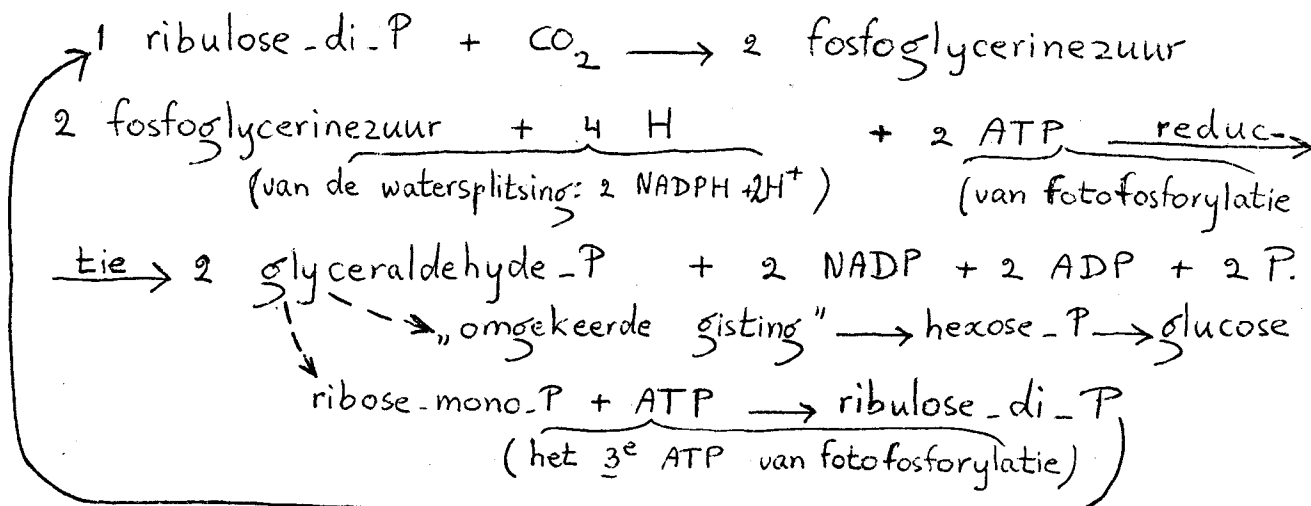


Hiermede is de ultra-snelle fotochemische fase voorbij waarbij overdrachtstijden voorkomen van slechts 10^{-12} sec. en komen we tot de "langzamere" biochemische fase. Bij sterke belichting bepaalt de donker reactie de snelheid. Deze vereist ca. 10^{-2} sec. De donker reacties verlopen onafhankelijk van het licht.

Calvin heeft met zijn medewerkers de inbouw van het CO_2 in een cyclisch systeem beschreven en daarvoor in 1961 de Nobelprijs verkregen.

De cyclus wordt tegenwoordig naar hem de Calvin-cyclus genoemd of ook wel de reductieve pentosefosfaatcyclus.

Vereenvoudigd weergegeven verlopen de processen als volgt:



Er zij op gewezen dat in recente tijd nog een andere manier van CO_2 -fixatie is beschreven. Hierbij wordt het koolzuur aan fosfoenolpyrodruivenzuur gebonden en er ontstaat oxaalazijnzuur. Deze synthese wordt naar de ontdekkers (1966) de Hatch & Slaack weg of ook wel de C_4 -dicarbonzuur weg genoemd. Hij treedt op bij enige tropische grassen en ook bij enige Dicotyledonen. De C_4 -weg verloopt van energetisch standpunt bekeken iets minder efficiënt dan de Calvin cyclus. Bij de C_4 -dicarbonzuur cyclus planten bedraagt de theoretische stoichiometrie voor de CO_2 -reductie 5 mol ATP en 2 mol NADPH per mol CO_2 (Chen, Brown, Black 1969), bij de pentose cyclus planten bedraagt deze 3 mol ATP en 2 mol NADPH per mol CO_2 (Bassham & Calvin 1957). Het voordeel bij de laatstgenoemde cyclus gaat echter weer ten dele verloren door het optreden van de fotorespiratie. Wat is nu het rendement van de fotosynthese?

De in het $[\text{CH}_2\text{O}]$ vastgelegde energie is $\Delta G = - 112 \text{ kcal/mol}$.

Nu is bij rood licht de hoogste effectiviteit van de fotosynthese bij ca. 680 nm. Dit vertegenwoordigt ca. 43 kcal/mol per Einstein.

Daar experimenteel gevonden is dat 8 quanta nodig zijn voor de vorming van 1 $[\text{CH}_2\text{O}]$, wordt er een stralingsenergie geleverd van $8 \times 43 = 344 \text{ kcal/mol}$.

De efficiëntie wordt dus $\frac{112}{344} \times 100 = 33\%$.

Het bovengenoemde proces van de fotorespiratie vraagt om een nadere toelichting al kunnen wij in het bestek van deze verhandeling slechts heel summier nader hierop ingaan.

Vroeger dacht men dat de ademhalingsprocessen geheel onafhankelijk van de fotosynthese zouden verlopen. In de laatste jaren is deze opvatting niet juist gebleken. Vooral bij sterke belichting worden de "gewone" ademhalingsprocessen onderdrukt en er treedt tegelijk een ander proces op dat eveneens CO_2 produceert via de glycolaat weg. De fotorespiratie, die bij elke plant blijkt voor te komen (Kisaki & Tolbert 1970), wordt dus gekenmerkt door een licht afhankelijke O_2 -opname en CO_2 -produktie. Energetisch betekent een en ander dat de bij het fotosynthesep proces "met moeite" ingevoerde waterstof door het glycolaat mechanisme weer verloren gaat, daar hierbij geen ATP gesynthetiseerd wordt. De bruto vergelijking voor dit proces luidt immers:



Toch mag worden aangenomen dat dit proces een zinvolle functie vervult. De fotosynthese is een O_2 generator. De glycolaat-weg verbruikt juist O_2 waardoor een beschermingsmechanisme ontstaat van de door de fotosynthese gevormde sterk reducerende zeer kort existierende reductanten, daar deze "foutief" kunnen reageren met de O_2 ("kortsluiting"), i.p.v. de waterstofoverdracht aan NADP te bewerkstelligen.

Het geheel is echter ingewikkelder dan hier geschetst kon worden.

Hoewel nu, zoals boven uiteengezet, de C_4 -dicarbonzuur cyclus energetisch gezien iets minder efficiënt verloopt, steekt bij planten met deze cyclus de fotosynthesecapaciteit toch gunstig af t.o.v. Calvin cyclus planten door een hogere netto assimilatie (hoger droog gewicht) en wel door: 1e een sterkere binding van het vrijkomende ademhalings CO_2 (een zeer efficiënte refixatie van het CO_2 door fosfoenolpyrodruivenzuur-carboxylase).

2e een beter regulatiemechanisme van de fotorespiratie kan toch meer CO₂ gefixeerd worden.

Hierdoor en nog om andere redenen kan bij de Hatch & Slack cyclus planten de maximale fotosynthese snelheid toch nog twee à driemaal sneller verlopen dan bij de Calvin cyclus planten (Black c.s. 1969).

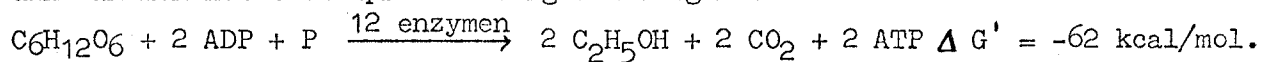
De dissimilatieprocessen.

We hebben gezien hoe de energievoorraad in de vorm van koolhydraten d.m.v. de fotosynthese wordt verkregen. Hiervan kan plant en dier profiteren. Beiden breken deze door dissimilatieprocessen, de ademhaling, weer af om uit de hierdoor ter beschikking komende chemisch gebonden energie één bepaalde algemene energiedonor, het reeds besproken ATP, te verkrijgen. Deze processen zijn reeds verleden jaar uitvoerig aan de orde geweest. We willen ons hier daarom beperken tot een korte vermelding van de energetische aspecten hiervan.

Het fylogenetisch oudste catabolische proces is de gisting of fermentatie. Dit proces kan zonder de aanwezigheid van O₂ verlopen. Het is een anaeroob proces.

De gisting treft men alleen nog maar aan bij eencellige organismen, bij bepaalde soorten bacteriën en gisten. Alleen bij verscheidene bacteriën is de anaerobe toestand obligaat. De overige bacteriën en de gisten zijn facultatief anaeroob, d.w.z. kunnen evengoed en zelfs sneller groeien onder aerobe omstandigheden.

Verontachtzamen we de bij de gisting plaatsvindende verscheidene deelprocessen, dan kan men het totaalproces weergeven volgens:

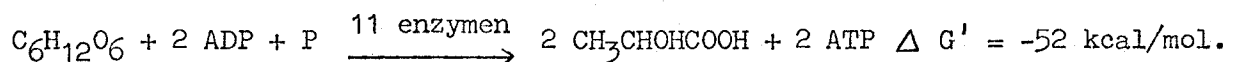


Hier wordt slechts een netto winst van 2 ATP geboekt. Het rendement wordt dus:

$$\frac{14}{62} \times 100 = 23\% \quad \text{of} \quad \frac{20}{62} \times 100 = 32\%.$$

Bij o.a. enige homofermentatieve Lactobacillen en enige Streptococci en in de spieren treedt de glycolyse op. Hier wordt de glucose omgezet tot het eindproduct melkzuur.

Globaal wordt het reactiebeeld:



Ook hier wordt dus slechts 2 ATP gevormd per glucose molecuul.

Het rendement wordt: $\frac{14}{52} \times 100 = 27\%$ of $\frac{20}{52} \times 100 = 38\%$.

Hoewel het rendement bij beide anaerobe processen in het geheel niet ongunstig is, bedenke men wel dat hierbij slechts $\frac{52}{686} \times 100 = 7\%$ van de totaal beschikbare energie wordt gebruikt, de rest blijft ongebruikt steken in de eindprodukten alcohol respectievelijk melkzuur.

Het mag daarom wel geen verbazing wekken dat microorganismen in anaeroob milieu langzamer groeien.

Toen nu ongeveer 2 miljard jaar geleden de opkomst van de "nieuwe" fotosynthese O_2 in de atmosfeer bracht, werd op het gistingproces een nieuw proces ingeplant of beter er op aangesloten dat voor de organismen veel voordeliger was in energetisch opzicht. Dit was de aerobe ademhaling, die gebruik maakte van de beschikbare O_2 . Dit fylogenetisch jongere proces werd door Krebs in 1937 voor het eerst beschreven en experimenteel bewezen. Het was een cyclus die later naar hem de Krebscyclus werd genoemd. Deze cyclus heet ook wel de tricarbonzuurcyclus of de citroenzuurcyclus.

De algemene brutovergelijking voor de aerobe ademhaling luidt:



Hier wordt het ATP gesynthetiseerd d.m.v. de oxydatieve fosforylating.

De electronen-overdracht naar de O_2 geschiedt hier net als bij de fotosynthese d.m.v. een grote serie deelstapjes om de vrijkomende energie te kunnen vasthouden en niet als warmte te laten ontsnappen. Op 3 punten vindt hierbij de ATP synthese plaats, weer met behulp van ATP-ase en enige koppelingsenzymen. Daar per electronenpaar 3 ATP gevormd wordt, dus totaal $12 \times 3 \text{ ATP} = 36 \text{ ATP}$, komt bijgevolg het verreweg grootste gedeelte van de energiewinst voor rekening van de oxydatieve fosforylating. Het rendement wordt hoog, namelijk:

$$\frac{38 \times 7}{686} \times 100 = 42\% \quad \text{of} \quad \frac{38 \times 10}{686} \times 100 = 55\%.$$

Het werkelijke rendement zal echter nog hoger liggen en ongeveer 60% of zelfs hoger bedragen, omdat de cellen een "open systeem" vormen (geen evenwichtsreacties). Krebs & Kornberg schatten de feitelijke "overall" thermodynamische efficiëntie op 60% - 70%.

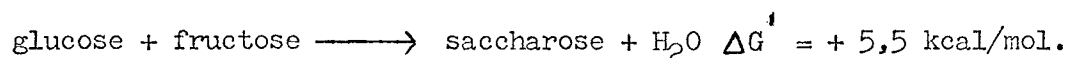
De aerobe ademhaling heeft dus een hoger rendement, maar tevens is ook de absolute waarde die uit een glucose molecuul gehaald wordt in de vorm van ATP's onvergelykkelijk gunstiger.

De biosynthese.

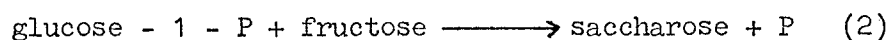
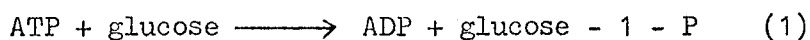
Het verkregen ATP heeft nu tot taak bij welk energie vereisend proces ook bij te springen om het gewenste proces te kunnen doen verlopen.

Het is ondoenlijk om het ongelooflijk grote aantal syntheses die in een cel plaatsvinden te vermelden, laat staan te bespreken. Wij zullen één voorbeeld geven ter illustratie hoe ATP in energievereisende processen bijspringt. Het geschiedt dan steeds d.m.v. een koppelingsmechanisme.

Nemen we als voorbeeld:



Deze $\Delta G'$ waarde geldt voor standaard condities d.w.z. voor molaire oplossingen. Dit is in werkelijkheid niet het geval. De cel zal ongeveer 0,1 mol. glucose, fructose en saccharose bevatten. Met behulp van ATP kan de endotherme reactie toch verlopen:



De gekoppelde reacties (1) en (2) verlopen exotherm:

$$\Delta G'' = (+5,5) + (-7) = -1,5 \text{ kcal/mol.}$$

en de reactie kan verlopen.

Tenslotte willen wij aan de hand van enige getallen een indruk geven van de enorme activiteit die zich binnen een cel afspeelt. Dit zijn de dynamische aspecten van de biochemie van de cel. Immers binnen de cel vindt een gedurige opbouw en afbraak plaats van componenten en van organellen. Zo is b.v.:

in de lever het glycogeen voor de helft vervangen na 6 h

in de lever eiwitten voor de helft vervangen na 10 dg

in de lever mitochondria voor de helft vervangen na 10 dg

in de spier echter de eiwitten voor de helft vervangen pas na 3 maanden.

Alle syntheses van grote polyverbindingen zoals glycogeen, amylose, eiwitten, RNA en DNA enz. verlopen met een duidelijke afname in de entropie. Het kan dus niet anders of al deze syntheses zullen de cel energie kosten.

Buitengewoon indrukwekkend is de synthesesnelheid van b.v. de bacterie *E.coli*, die zich zoals alle Bacteriophyta, elke 20 min. deelt bij gunstige groeiomstandigheden. Het meest frappant is hier de eiwitsynthese snelheid. Hoewel het gemiddelde mol. gewicht van een eiwit op 60.000 gesteld kan worden, worden er niet minder dan 1.400 eiwit moleculen per sec. gesynthetiseerd. Men bedenke hierbij dat elk eiwit opgebouwd is uit ongeveer 500 aminozuren, waarbij voor de synthese tot het eiwit ongeveer 2 miljoen ATP moleculen worden gesplitst.

Nu is het echter zo dat bij deze syntheses bepaalde aminoszuren in een bepaalde volgorde moeten worden gerangschikt, waarbij een keuze bestaat uit 20 aminoszuren, die, al naar samenstelling van het gegeven groeimedium, eerst zelf vooraf gesynthetiseerd moeten zijn.

Er is berekend op grond van aanvaardbare benaderingen dat:

elk DNA	molecuul	120 milj.	ATP moleculen vereist
elk RNA	molecuul	+ 6.000	ATP moleculen vereist
elk proteïne		+ 1.500	ATP moleculen vereist
elk fosfolipid		8	ATP moleculen vereist

Al lijkt uit deze opgave het eiwit slechts de 3^e rang te bekleden, het maakt 70% van het drooggewicht uit van de E.coli bacterie. Daardoor eist de eiwit-synthese ongeveer 90% van alle beschikbare biosynthetische energie op.

De biosynthese van alle componenten in de E.coli vereist als minimum 2.500.000 moleculen ATP per seconde.

Daar de bacterie slechts 1 milj. moleculen ATP bezit, bedraagt de levensduur van een ATP - molecuul d.w.z. de "half-time of turnover of the terminal group" ongeveer een fractie van een seconde. Een gedurige even snelle resynthese uit ADP en P zal dus eveneens moeten plaatsvinden.

Last but not least zij eraan herinnerd dat ieder mens elke dag zijn eigen gewicht aan ATP opbouwt.

Dames & Heren, bij het verzamelen van de gegevens voor de tekst van deze voordracht werd ik weer eens diep getroffen door de verbazingwekkende en bewonderenswaardige manier, waarop de natuur de schijnbaar niet op te lossen problemen op zulk een buitengewoon elegante wijze toch weet te realiseren. De natuur is niet alleen de leermeesteres voor de kunst, maar zeer zeker ook voor de wetenschap.

Wageningen, 30-10-'70

OLS/JK